螟蛉盘绒茧蜂的过寄生行为及其对子代生长发育的影响

江化琴, 陈 媛, 刘映红*

(西南大学植物保护学院, 重庆市昆虫学及害虫控制工程重点实验室, 重庆 400715)

摘要:【目的】过寄生现象普遍存在于寄生蜂寄生过程中。本研究旨在探究螟蛉盘绒茧蜂 *Cotesia ruficrus* 的过寄生对子代发育的影响及影响过寄生行为的主要因素。【方法】室内研究了螟蛉盘绒茧蜂在其寄主稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 3 龄幼虫上过寄生行为的发生,不同产卵次数对寄主存活及子代蜂生长发育的影响,研究了不同接蜂时间和不同接蜂密度对过寄生发生的影响。【结果】螟蛉盘绒茧蜂存在过寄生行为,无论雌蜂有无产卵寄生经历,均能在被自身寄生过和同种不同个体寄生过的寄主内产卵。寄生蜂茧量随着被产卵次数的增加而增加,被产卵 3 ~5 次的寄主体内死亡的寄生蜂幼虫数随着增大。寄主在育出蜂前的死亡率随着被产卵寄生次数的增加而增加,被产卵 5 次时,寄主育出蜂前死亡率达 50%。过寄生使螟蛉盘绒茧蜂子代蜂卵-蛹的历期延长,羽化率和雌雄性比下降,雌蜂体型随寄生次数的增加显著变小。过寄生率随着接蜂密度及接蜂时间的增加而增加。【结论】在寄主上产卵 2 次对螟蛉盘绒茧蜂子代发育是最适合的,产卵 3 次及以上为过寄生。过寄生使蜂子代发育适合度降低,不利于子代生长发育。在室内大量繁殖螟蛉盘绒茧蜂时,应减少接蜂密度和接蜂时间,从而减少过寄生的发生。

关键词: 螟蛉盘绒茧蜂; 稻纵卷叶螟; 过寄生; 子代发育; 产卵

中图分类号: Q968 **文献标识码:** A **文章编号:** 0454-6296(2014)10-1213-06

Superparasitism of *Cotesia ruficrus* (Hymenoptera: Braconidae) and its effects on the offspring growth and development

JIANG Hua-Qin, CHEN Yuan, LIU Ying-Hong* (Key Laboratory of Entomology and Pest Control Engineering, College of Plant Protection, Southwest University, Chongqing 400715, China)

Abstract:【Aim】Superparasitism often occurs in parasitoids. In this study, we aimed to investigate the effects of superparasitism on the offspring growth and development of *Cotesia ruficrus* and to determine the factors that contribute to superparasitism.【Methods】The effects of oviposition times of *C. ruficrus* on the survival rate of the host (the 3rd instar larvae of *Cnaphalocrocis medinalis*) and the growth and development of the parasitoid offsprings, and the effects of exposure time and parasitoid density on superparasitism were detected in this study.【Results】Laboratory experiments demonstrated that the superparasitism occurred in *C. ruficrus* when it parasitized *C. medinalis* larvae. Female wasps, irrespective of the experience of oviposition, attacked hosts that had been parasitized by themselves or other individuals. The number of parasitoid cocoons increased with oviposition times, while the number of the dead parasitoid larvae increased when the host was parasitized 3 to 5 times. The mortality of the host before emergence of parasitoid adults increased with the oviposition times, and reached to 50% when the host was parasitized 5 times. Superparasitism prolonged the developmental duration, lowered the emergence rate and the female/male ratio of the parasitoid offsprings. The female body size of the parasitoid offsprings significantly decreased as the oviposition times increased, and the superparasitism rate increased with the parasitoid density and exposure time.【Conclusion】Ovipositing twice on host larvae shows to be the most beneficial to the growth and development of *C. ruficrus* offsprings, and ovipositing thrice causes superparasitism. Although superparasitism increases the number of parasitoid offsprings, it is detrimental to the progeny development. The superparasitism, therefore, should be avoided in mass rearing of *C. ruficrus*

基金项目: 国家公益性行业(农业)科研专项(200903051)

作者简介: 江化琴, 女, 1989 年 11 月生, 四川宜宾人, 硕士研究生, 主要从事昆虫生态及害虫综合治理的研究. E-mail: jhq19891216@163.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: yhliu@swu.edu.cn

收稿日期 Received: 2014-05-29; 接受日期 Accepted: 2014-09-25

in laboratory, by means of controlling exposure time and density of the parasitoids.

Key words: *Cotesia ruficrus*; *Cnaphalocrocis medinalis*; superparasitism; progeny development; oviposition

过寄生是指寄主体内寄生昆虫的个体数超过寄主营养所能负担的数量,从而导致部分或全部个体不能完成发育而死亡,或因发育不良而失去繁衍后代的能力的现象(van Alphen and Marcel, 1990)。寄生蜂对过寄生的适应性一直是寄生蜂行为生态学研究的重要问题之一(Gandon *et al*., 2006; Dorn and Beckage, 2007)。目前,国内外有很多学者对寄生蜂过寄生行为有过研究(李元喜等, 2001; Gu *et al*., 2003; 白素芬等, 2005)。过寄生影响寄生蜂子代发育历期、存活率、羽化率、个体大小及性比等,其影响程度随过寄生程度的加重而增大,过寄生对蜂子代生长发育不利(Tena *et al*., 2008)。但过寄生也有利于寄生蜂克服寄主的防御,降低寄主昆虫的包囊作用,在特定条件下过寄生是寄生蜂采取的一种优化策略(Gu *et al*., 2003; Hasan *et al*., 2011)。过寄生的发生受多因素的影响,包括寄生蜂对已被寄生的寄主的识别能力、接蜂时间和寄主-寄生蜂密度、寄主龄期等(Hegazi *et al*., 1984; 李元喜和刘树生, 2001; Kraft and Van Nouhuys, 2013; Benelli *et al*., 2013)。在害虫生物防治中,无论是室内大量繁殖,还是田间释放都非常关注寄生蜂的过寄生行为。目前国内对单寄生蜂的过寄生研究较多,对聚寄生蜂过寄生现象研究较少(杭三保等, 1993; 张延峰等, 2010)。

螟蛉盘绒茧蜂 *Cotesia ruficrus* 属膜翅目(Hymenoptera)茧蜂科(Braconidae),是寄生夜蛾科和螟蛾科多种害虫幼虫的一种聚寄生蜂(Hill *et al*., 1986)。在我国螟蛉盘绒茧蜂是稻螟蛉 *Naranga aenescens*、稻纵卷叶螟 *Cnaphalocrocis medinalis* 等水稻害虫的优势寄生蜂(张兆清, 1986)。该蜂发育历期短,繁殖量大,能将寄主致死在暴食期以前(陈华才和程家安, 2004; 陈卫宇和王新星, 2010)。在室内人工饲养螟蛉盘绒茧蜂时,常出现过寄生现象。为了更好地了解过寄生这一现象,本研究对过寄生行为的发生、该行为对寄生蜂子代生长发育的影响以及影响该行为发生的主要因素展开研究,以期对螟蛉盘绒茧蜂的人工繁蜂及控害效果的评估提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 供试昆虫

螟蛉盘绒茧蜂和稻纵卷叶螟采自重庆稻区。在温度 26 ± 1℃, 光周期 14L∶10D, 相对湿度 75% ±5% 的人工气候箱中以玉米苗饲养稻纵卷叶螟,建立稻纵卷叶螟实验种群。以稻纵卷叶螟实验种群为寄主继代饲养螟蛉盘绒茧蜂,作为供试昆虫。

1.2 螟蛉盘绒茧蜂过寄生行为观察

试验设 3 个选择性组合。组合 A:将 1 头未寄生的稻纵卷叶螟 3 龄幼虫和 1 头被同种其他蜂寄生的稻纵卷叶螟 3 龄幼虫接入塑料杯(7 cm × 8 cm)内,接入 1 头无产卵经历 2 日龄螟蛉盘绒茧蜂雌蜂,观察其对稻纵卷叶螟幼虫的产卵寄生行为;组合 B:将 1 头未寄生的稻纵卷叶螟 3 龄幼虫和 1 头被自己产卵寄生的稻纵卷叶螟幼虫接入养虫盒内,接入同一头雌蜂,观察寄生行为;组合 C:将 1 头未寄生的稻纵卷叶螟 3 龄幼虫和 1 头被同种其他蜂寄生的稻纵卷叶螟幼虫接入养虫盒内,接入 1 头具产卵经历的雌蜂,观察产卵行为。试验在温度 26 ±1℃,光周期 14L∶10D,相对湿度 75% ±5% 的人工气候箱进行,每个试验重复 20 次。

1.3 螟蛉盘绒茧蜂不同产卵次数对寄主及子代蜂存活的影响

取 1 头已交配的螟蛉盘绒茧蜂雌蜂,接入口径 1.5 cm、长 8 cm 的试管中,放入稻纵卷叶螟 3 龄幼虫 1 头,观察到雌蜂产卵 1 次后,将寄主幼虫移出。将被产卵 1 次的寄主放入另一个有 1 头已交配雌蜂的试管中,观察到雌蜂产卵后移出寄主幼虫。依照此法,分别获取被产卵寄生 1,2,3,4 和 5 次的稻纵卷叶螟幼虫。将各处理的稻纵卷叶螟幼虫放入养虫笼内,在温度 26 ±1℃,光周期 14L∶10D,相对湿度 75% ±5% 的人工气候箱中饲养。每天观察寄主死亡数量和化蛹情况。待螟蛉盘绒茧蜂老熟幼虫钻出结茧后,记录茧的数量,并且解剖死亡寄主幼虫,镜检有无发育不正常的蜂幼虫残留于寄主体内,如有发育不正常的蜂幼虫,则视为过寄生。每个处理重复 20 次。

1.4 不同产卵次数对螟蛉盘绒茧蜂子代发育适合度的影响

按照 1.3 节的方法,获得被寄生不同次数的稻纵卷叶螟幼虫。不同寄生次数的寄主幼虫 20 头为一组,用小养虫笼在温度 26 ±1℃,光周期14L∶10D,相对湿度 75% ±5% 的恒人工气候箱中饲养。每 24 h 观察一次。待螟蛉盘绒茧蜂幼虫从寄主体内钻出结茧后,分笼分批收集蜂茧,放入保湿的指形管中。

待蜂羽化后，统计不同寄生次数下寄生蜂卵-蛹发育历期、羽化率、雌蜂性比，并在 LEICA M205A 体视显微镜下测量雌蜂体后足胫节长度，用来代表寄生蜂的体型大小。在计算性比时，产雄孤雌生殖的子代蜂不计算在内。

1.5　不同接蜂密度及时间对螟蛉盘绒茧蜂过寄生发生的影响

本试验设接蜂密度及接蜂时间两个因素组合。螟蛉盘绒茧蜂蜂和稻纵卷叶螟幼虫密度比设 1∶10，2∶10，3∶10 和 4∶10 4 个水平，接蜂时间设 6 h，12 h 及 24 h 3 个水平。每个组合重复 5 次，试验条件同前。观察每个组合过寄生发生的情况，统计过寄生率。过寄生的判断标准是参照 1.3 节的研究结果。

1.6　数据处理

数据分析利用 SPSS17.0 处理。螟蛉盘绒茧蜂过寄生行为观察用卡方检验显著性；螟蛉盘绒茧蜂子代发育适合度数据分析利用 One-Way ANOVA 进行方差分析，均值的多重比较用 Tukey 氏检验；利用 Two-Way ANOVA 分析接蜂密度和接蜂时间对过寄生率的影响。

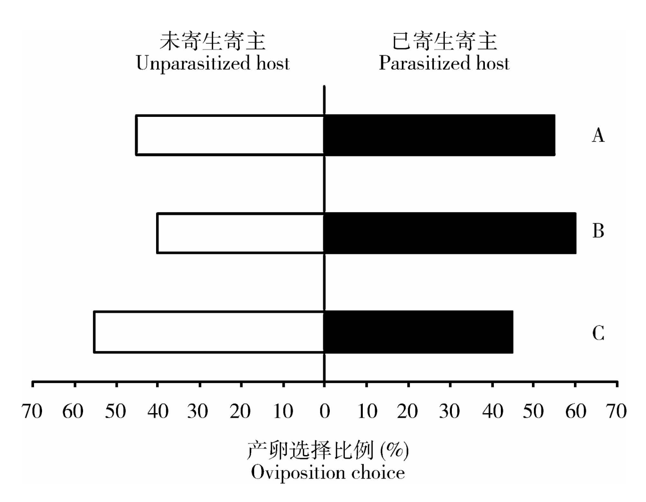


图 1　螟蛉盘绒茧蜂雌蜂对未寄生和已寄生寄主稻纵卷叶螟的产卵的选择

Fig. 1　Oviposition choice between unparasitized and parasitized larvae of *Cnaphalocrocis medinalis* by *Cotesia ruficrus*

A：无寄生经历的雌蜂对未寄生和别的蜂已寄生寄主的选择 Choice between unparasitised and non-self-parasitized hosts by naïve wasps；B：有寄生经历的雌蜂对未寄生和自己寄生过寄主的选择 Choice between unparasitized and self-parasitized hosts by experienced wasps；C：有寄生经历的雌蜂对未寄生和别的蜂已寄生寄主的选择 Choice between unparasitized and non-self-parasitized hosts by experienced wasps.

2　结果与分析

2.1　螟蛉盘绒茧蜂在稻纵卷叶螟幼虫上的过寄生行为观察

在未寄生寄主存在的条件下，螟蛉盘绒茧蜂雌蜂能在自身产卵寄生和同种不同个体产卵寄生的寄主稻纵卷叶螟 3 龄幼虫上产卵。有寄生经历和无寄生经历的螟蛉盘绒茧蜂雌蜂对未寄生寄主和已寄生寄主的选择无显著差异（$\chi^2 < 1$，$P > 0.05$）（图 1）。

2.2　螟蛉盘绒茧蜂不同产卵次数对寄主及子代蜂的影响

由表 1 可知，在螟蛉盘绒茧蜂出茧前寄主稻纵卷叶螟幼虫的死亡率随着被产卵寄生次数的增加而增加，产卵寄生 1 次时，寄主能全部存活，而产卵寄生 5 次时，寄主稻纵卷叶螟幼虫死亡率高达 50%。而。结果表明，螟蛉盘绒茧蜂高强度的过寄生行为，对螟蛉盘绒茧蜂子代存活不利。螟蛉盘绒茧蜂产卵寄生 1 次时，有 5% 的寄主能成功化蛹，这些寄主体内寄生蜂的卵或者幼虫可能被包囊而死亡。产卵寄生 2 次及以上，寄主由于被螟蛉盘绒茧蜂寄生，均不能成功化蛹。寄生蜂出茧量随着产卵次数的增加而增加。解剖发现被产卵 1～2 次的寄主育出茧后体内基本无死亡蜂幼虫。而被寄生 3～5 次的寄主体内死亡蜂幼虫数大幅提高，平均为 2.25～5.25 头。结果表明螟蛉盘绒茧蜂在寄主体内产卵 3 次及以上发生过寄生现象。

表 1　螟蛉盘绒茧蜂不同产卵次数对寄主稻纵卷叶螟幼虫及子代蜂存活的影响

Table 1　Effects of different oviposition times of *Cotesia ruficrus* on survival of the host *Cnaphalocrocis medinalis* larvae and parasitoid offsprings

产卵次数 Oviposition times	育出蜂前寄主死亡率(%) Host mortality before emergence of parasitoid wasps	寄主化蛹率(%) Pupation rate of hosts	寄生蜂出茧量(个) Number of parasitoid cocoons	单头寄主体内死亡蜂幼虫数量(头) Number of dead parasitoid larvae in a host
1	0	5.00	4.55 ± 0.27	0
2	5.00	0	9.75 ± 0.47	0.60 ± 0.15
3	5.00	0	16.50 ± 0.50	2.25 ± 018
4	15.00	0	20.40 ± 0.67	3.65 ± 0.27
5	50.00	0	26.50 ± 0.85	5.25 ± 0.48

表中数据为平均值 ± 标准误。Data in the table are mean ± *SE*.

2.3 不同产卵次数对螟蛉盘绒茧蜂子代发育适合度的影响

不同产卵次数对螟蛉盘绒茧蜂子代生长发育影响的结果见表 2。随着产卵次数的增加,螟蛉盘绒茧蜂子代卵到蛹的发育历期显著增加($F_{4,95}$ = 94.57,P <0.0001),产卵 3 次以上子代蜂的发育历期显著延长,而产卵 1 次和 2 次的子代蜂发育历期没有显著差异。随着产卵次数的增加子代蜂羽化率下降($F_{4,95}$ =6.17, P <0.0001),产卵 5 次子代蜂的羽化率,显著低于产卵 1,2 和 3 次的结果。子代蜂的雌性比随着产卵次数的增加而显著降低($F_{4,95}$ =11.57, P <0.0001)。产卵 4 次和 5 次子代的雌蜂性比显著低于其他产卵次数。雌蜂后足胫节长度随产卵次数的增加显著变短($F_{4,95}$ =433.55, P < 0.0001)。

2.4 接蜂密度及时间对螟蛉盘绒茧蜂过寄生发生的影响

螟蛉盘绒茧蜂在不同接蜂密度及接蜂时间下均有过寄生发生(图 2)。不同接蜂密度对螟蛉盘绒茧蜂的过寄生率有显著差异($F_{3,56}$ = 12.17, P < 0.0001),且过寄生率随着接蜂密度的增加而增大。同时,不同接蜂时间对螟蛉盘绒茧蜂的过寄生率也有显著差异($F_{2,57}$ =56.54, P <0.0001),随着接蜂时间的延长过寄生率增加。接蜂密度和时间共同作用对螟蛉盘绒茧蜂的过寄生率无显著差异($F_{6,53}$ = 0.534, P >0.05)。

表 2 螟蛉盘绒茧蜂不同产卵次数对子代蜂生长发育的影响

Table 2 Effect of different oviposition times of *Cotesia ruficrus* on the growth and development of parasitoid offsprings

产卵次数 Oviposition times	卵-蛹发育历期(d) Egg to pupation time	羽化率(%) Emergence rate	雌性比例(%) Rate of females	雌蜂后足胫节长度(mm) Female hind tibia length
1	13.72 ±0.16 a	96.00 ±2.81 a	56.10 ±2.81 a	0.83 ±0.01 a
2	13.80 ±0.24 a	95.65 ±1.80 a	43.92 ±2.81 ab	0.75 ±0.01 b
3	14.63 ±0.25 b	94.50 ±1.63 a	40.55 ±2.81 ab	0.67 ±0.01 c
4	14.90 ±0.12 c	89.64 ±2.43 ab	38.60 ±2.81 b	0.59 ±0.01 d
5	15.08 ±0.17 c	84.95 ±1.32 b	31.65 ±2.81 c	0.57 ±0.01 e

表中数据为平均值 ± 标准误,同列数据后标有不同小写字母表示差异显著(Tukey 氏检验, P <0.05)。Data in the table are mean ± *SE*, and those in the same column followed by different small letters are significantly different (Tukey's test, P <0.05).

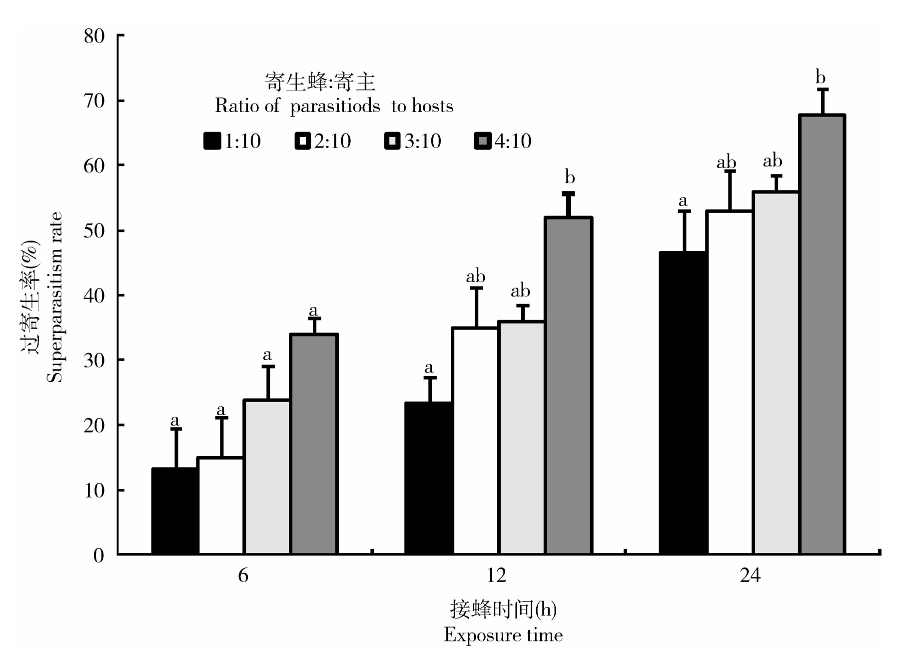


图 2 接蜂时间及蜂-寄主密度比对螟蛉盘绒茧蜂过寄生率的影响

Fig. 2 Effects of exposure time and the ratio of parasitoids to hosts on the superparasitism rate in *Cotesia ruficrus*

图中数据为平均值 ± 标准误,柱上不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著(Tukey 氏检验)。Data in the figure are mean ± *SE*. Different letters above bars indicate significant different at the 0.05 level by Tukey's test.

3 讨论

在寄生蜂尤其在聚寄生蜂中普遍存在过寄生现象(Gandon *et al.*, 2006),经过长期的进化,其多头子代蜂幼虫能够共享一个寄主。螟蛉盘绒茧蜂为聚寄生蜂,雌蜂可在同一寄主上多次产卵(张兆清,1986)。本研究发现,螟蛉盘绒茧蜂能在自身产卵寄生和同种不同个体产卵寄生的寄主上产卵,可能是蜂产卵标记度不高,不能辨别寄主是否被寄生(Gu *et al.*, 2003),因此发生过寄生行为。在不同产卵次数对寄主和子代蜂存活研究的结果中,被产卵 1 次的寄主有 5% 的个体能成功化蛹,其原因可能是这些寄主体内寄生蜂的卵或者幼虫数量不足以破坏寄主防御体系,寄生蜂的卵或者幼虫可能被包囊而死亡(Lavine and Strand, 2002;梁光红等,2007)。被产卵 2 次以上的寄主体内均能育出寄生蜂,表明过寄生能使寄生蜂成功克服寄主的防御,减少被包囊的几率,有利于种群繁衍(Sagarra *et al.*, 2000),这与黄色阔柄跳小蜂 *Metaphycus flavus* 的研究结果相似(Tena *et al.*, 2008)。

被产卵 2 次的寄主体内基本无残留死亡蜂幼虫,寄生蜂出茧量平均为 9.75 个,这与田间调查发现的稻纵卷叶螟上螟蛉盘绒茧蜂出茧量为 10 余个相近,表明在稻纵卷叶螟上产卵 2 次对螟蛉盘绒茧蜂子代发育最适合。而被产卵 3 ~5 次的寄主体内存在死亡蜂幼虫,平均为 2.25 ~5.25 头,表明产卵寄生 3 次及以上时,寄生蜂的个体数超过寄主营养所能负担的数量,导致部分蜂发育不完全发生过寄生。螟蛉盘绒茧蜂产卵次数多达 5 次时,可导致寄主稻纵卷叶螟在育出蜂前死亡率达到 50%,对螟蛉盘绒茧蜂子代存活不利。其原因可能是雌蜂产卵攻击次数过高对寄主造成的物理损伤(Gu *et al.*, 2003),或者是产卵次数增加使得寄主体内螟蛉盘绒茧蜂幼虫数量增多,从而导致寄主营养被吸收和消耗而大量死亡(Tunca and Kilinger, 2009)。但是螟蛉盘绒茧蜂的过寄生又能使寄主的出蜂数增加,被寄生 5 次的稻纵卷叶螟幼虫育出螟蛉盘绒茧蜂数平均达 26.5 头。这不同于单寄生蜂,无论产在寄主体内的蜂卵有多少,最终只有 1 头蜂能发育成功(李元喜等, 2001)。

研究结果表明,过寄生使螟蛉盘绒茧蜂子代蜂卵-蛹的发育历期延长,羽化蜂体型变小,雌性比下降,说明过寄生导致螟蛉盘绒茧蜂后代种内竞争加剧,对子代蜂生长发育不利。其他研究也有类似结果(李元喜等, 2001; Tunca and Kilinger, 2009)。接蜂时间和蜂寄主密度比影响过寄生的发生,在蜂密度较高和接蜂时间较长的情况下,过寄生率较高。该结果与 Altafini 等(2013)、李丽娟等(2009)及梁光红等(2007)等研究结果一致。雌蜂和寄主长时间处在同一区域,在搜寻过程中反复遇到同一寄主,会导致过寄生的发生。

综合以上结果,螟蛉盘绒茧蜂能在已被寄生的寄主上产卵,存在过寄生行为。在稻纵卷叶螟上产卵 2 次对螟蛉盘绒茧蜂子代发育最适合,产卵 3 次及以上为过寄生。过寄生导致寄主在育出蜂前死亡率和寄生蜂钻出结茧后寄主体内死亡蜂幼虫数增加,并且过寄生使螟蛉盘绒茧蜂子代蜂生长发育适合度降低,过寄生对蜂生长发育是不利的,如持续数代可能导致种群退化。在接蜂密度较高和接蜂时间较长的情况下,过寄生率较高。因此,在室内大量饲养螟蛉盘绒茧蜂时应控制接蜂时间和密度,从而避免过寄生对种群繁殖的影响。同时,将螟蛉盘绒茧蜂作为一种生防手段,在田间放蜂时因根据防治要求合理控制接蜂密度。而有效的接蜂时间和接蜂密度有待进一步研究。

参考文献(References)

Altafini DL, Redaelli LR, Jahnke SM, 2013. Superparasitism of *Ceratitis capitata* and *Anastrepha fraterculus* (Diptera: Tephritidae) by *Diachasmimorpha longicaudata* (Hymenoptera: Braconidae). *Florida Entomologist*, 96(2): 391 –395.

Bai SF, Chen XX, Cheng JA, Fu WJ, He JH, 2005. Effects of host age at the time of oviposition, superparasitism and host starvation after parasitism on the growth of *Cotesia plutellae* larvae and their teratocytes. *Acta Entomologica Sinica*, 48(3): 331 –336. [白素芬, 陈学新, 程家安, 符文俊, 何俊华, 2005. 寄主龄期、过寄生和寄主饥饿处理对菜蛾盘绒茧蜂幼蜂及畸形细胞发育的影响. 昆虫学报, 48(3): 331 –336]

Benelli G, Gennari G, Canale A, 2013. Host discrimination ability in the tephritid parasitoid *Psyttalia concolor* (Hymenoptera: Braconidae). *Journal of Pest Science*, 86(2): 245 –251.

Chen HC, Cheng JA, 2004. Bionomics of *Cotesia tuficrus* and its application in biological control. *Entomological Knowledge*, 41(5): 414 –417. [陈华才, 程家安, 2004. 螟蛉盘绒茧蜂的生活习性及其在生物防治中的应用. 昆虫知识, 41(5): 414 –417]

Chen WY, Wang XX, 2010. Investigation on enemy species and the protective of two-migrant insects in Nanjing. *Anhui Agri. Sci. Bull.*, 16(11): 176 –179. [陈卫宇, 王新星, 2010. 南京地区水稻两迁害虫天敌种类调查和保护利用初探. 安徽农学通报, 16

(11): 176 - 179]

Dorn S, Beckage NE, 2007. Superparasitism in gregarious hymenopteran parasitoids: ecological, behavioural and physiological perspectives. *Physiological Entomology*, 32(3): 199 - 211.

Gandon S, Rivero A, Varaldi J, 2006. Superparasitism evolution: adaptation or manipulation? *American Naturalist*, 167: 1 - 22.

Gu H, Wang Q, Dorn S, 2003. Superparasitism in *Cotesia glomerata*: response of hosts and consequences for parasitoids. *Ecological Entomology*, 28: 422 - 431.

Hang SB, Sheng GQ, Lu ZQ, 1993. Preliminary studies on the hyperparasitisam of *Apanteles chilonis*. *Journal of Jiangsu Agricultural College*, 14(3): 69 - 72. [杭三保, 沈国清, 陆自强, 1993. 二化螟绒茧蜂过寄生现象的初步研究. 江苏农学院学报, 14(3): 69 - 72]

Hasan F, Ansari MS, Ahmad N, 2011. Foraging of host-habitat and superparasitism in *Cotesia glomerata*: a gregarious parasitoid of *Pieris brassicae*. *Journal of Insect Behavior*, 24(5): 363 - 379.

Hegazi EM, El-Minshawyam, Shaaban MA, 1984. The relation of parasite density of *Microplitis rufiventris* Kok. (Hym., Braconidae) to superparasitism and fate of its eggs. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 97(1 - 5): 414 - 418.

Hill MG, 1986. Effects of *Cotesia ruficrus* (Braconidae: Hymenoptera) parasitism and rearing density on *Mythimna separata* (Noctuidae: Lepidoptera) food consumption, and implications for biological control. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 29(2): 281 - 287.

Kraft TS, Van Nouhuys S, 2013. The effect of multi-species host density on superparasitism and sex ratio in a gregarious parasitoid. *Ecological Entomology*, 38(2): 138 - 146.

Lavine MD, Strand MR, 2002. Insect hemocytes and their role in immunity. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 32(10): 1295 - 1309.

Li LJ, Lu X, Zhang GH, Liu HW, Ding Y, Wang YZ, Mao G, Shun KN, 2009. Effect of inoculation hours on breeding of *Trichogramma chilonis*. *Journal of Jilin Agricultural Sciences*, 34(3): 42 - 43. [李丽娟, 鲁新, 张国红, 刘宏伟, 丁岩, 汪洋洲, 毛刚, 孙康娜, 2009. 接蜂时间对螟黄赤眼蜂人工繁殖的影响. 吉林农业科学, 34(3): 42 - 43]

Li YX, Liu SS, 2001. Superparasitism in insect parasitoids. *Entomological Knowledge*, 38(3): 169 - 172, 181. [李元喜, 刘树生, 2011. 拟寄生昆虫中的过寄生现象. 昆虫知识, 38(3): 169 - 172, 181]

Li YX, Liu YQ, Liu SS, 2001. Effect of superparasitism on bionomics of *Cotesia plutellae*. *Chinese Journal of Biological Control*, 17(4): 151 - 154. [李元喜, 刘银泉, 刘树生, 2001. 过寄生对菜蛾绒茧蜂生物学特性的影响. 中国生物防治, 17(4): 151 - 154]

Liang GH, Chen JH, Ji QE, Zhang HR, Chen ZD, Huang JC, 2007. Biological characteristics of *Psyttalia incisi* (Hymenoptera: Braconidae), a parasitoid of *Bactrocera dorsalis* (Diptera: Tephritidae). *Journal of Fujian College of Forestry*, 27(3): 253 - 258. [梁光红, 陈家骅, 季清娥, 张汉荣, 陈振东, 黄居昌, 2007. 橘小实蝇寄生蜂——切割潜蝇茧蜂的生物学特性. 福建林学院学报, 27(3): 253 - 258]

Sagarra LA, Peterkin DD, Vincent C, Stewart RK, 2000. Immune response of the hibiscus mealybug, *Maconellicoccus hirsutus* Green (Homoptera: Pseudococcidae), to oviposition of the parasitoid *Anagyrus kamali* Moursi (Hymenoptera: Encyrtidae). *Journal of Insect Physiology*, 46: 647 - 653.

Tena A, Kapranas A, Gareia-Mari F, Luck RF, 2008. Host discrimination, superparasitism and infanticide by a gregarious endoparasitoid. *Animal Behaviour*, 76: 789 - 799.

Tunca H, Kilinger N, 2009. Effect of superparasitism on the development of the solitary parasitoid *Chelonus oculator* Panzer (Hymenoptera: Braconidae). *Turkish Journal of Agriculture and Forestry*, 33: 463 - 468.

van Alphen JJM, Visser ME, 1990. Superparasitism as an adaptive strategy for insect parasitoids. *Annual Review of Entomology*, 35: 59 - 79.

Zhang YF, Song QT, Zhang F, Li YX, 2010. Comparison of superparasitism and suitability to superparasitism between *Trichogramma ostriniae* and *T. dendrolimi*. *Chinese Journal of Biological Control*, 26(4): 377 - 384. [张延峰, 宋琼婷, 张帆, 李元喜, 2010. 两种赤眼蜂过寄生及其对过寄生适应能力的比较. 中国生物防治, 26(4): 377 - 384]

Zhang ZQ, 1986. Study on the biological and ecological characteristics of *Apanteles ruficrus* Haliday. *Natural Enemies of Insects*, 8(2): 84 - 89. [张兆清, 1986. 螟蛉绒茧蜂生物学生态学特性研究. 昆虫天敌, 8(2): 84 - 89]

(责任编辑: 赵利辉)